云 南 植 物 研 究 1998，20 (4)：429～433
Acta Botanica Yunnanica

胡椒科的花粉形态及其分类学意义

雷立公[1] 梁汉兴[2]
(1 湖南师范大学生物系，长沙 410081)
(2 中国科学院昆明植物研究所，昆明 650204)

摘要 胡椒科的某些属之间，花粉形态表现出一定的差异。齐头绒属花粉粒表面较为平滑，但有小穿孔（或小穴），略显粗糙。胡椒属的花粉粒表面有不规则的瘤状纹饰，纹饰较为平滑。*Lepianthes*（*Pothomorphe*）的花粉粒表面瘤状纹饰不显著。*Macropiper* 属花粉粒表面除了胡椒属中出现的那些特征外，更特别的是在瘤状纹饰上有均匀分布的小棘刺（或称小疣）。草胡椒属的花粉粒除了无萌发孔外，表面纹饰则极为特殊，表面瘤突较规则，周围由颗粒或屑片所覆盖。因此，花粉形态特征在胡椒科的属的划分方面有一定的分类学意义。

关键词 花粉形态，分类学意义，胡椒科
分类号 Q 944

Pollen Morphology and Its Taxonomic Significance of Piperaceae

LEI Li-Gong[1] LIANG Han-Xing[2]
(1 *Department of Biology*, *Hunan Normal University*, Changsha, 410081)
(2 *Kunming Institute of Botany*, *The Chinese Academy of Sciences*, Kunming 650204)

Abstract The pollen morphology of the Piperaceae varies at the generic level. The surfaces of the pollen grains of *Zippelia* are smooth, but foveolate, and, under the higher magnifications, slighty rough. Those of the pollen grains of *Piper* are continuously verrucate and the verruca nearly to smooth. The verrucate sculpture on the surfaces of the pollen grains of *Lepianthes* (or *Pothomorphe*) is not distinct. The verrucae on the pollen surfaces of *Macropiper* are evenly echinate. The pollen grains of *Peperomia* are inaperturale, the verrucae are surrounded by granellae and small chips. Therefore, pollen morphology has taxonomic significance for the generic segregation of Piperaceae.

Key words Pollen morphology, Taxonomic significance, Piperaceae

胡椒科在分类上是一个困难的科（Burger 1972; Howard 1973），分属和分种均为大量的异名所累，其中属级单位的名称多达 60 个，除了经常被承认的 5～15 个属外，大约 45～50 个名称为异名，而种级的异名则数以百计。

胡椒科花粉形态已有许多报道（Selling 1947; Ikuse 1956; Erdtman 1966; Straka 1966; Agababian 1969; Heusser 1971; Walker 1976a, b; 席以珍 1981）。胡椒科的花粉具远极槽，极少数为具远极三岐槽，可无萌发孔，异极的或无极的，两侧对称或辐射对称，球形到圆球形。

1997-10-08 收稿，1998-06-29 接受发表

具覆盖层。表面光滑或粗糙，具疣或具刺。单花粉，小到很小。

本文报道4个属的花粉形态，并探讨其分类学价值。

1 材料和方法

1.1 材料

有关的材料均用FAA固定液固定。共观察了胡椒科常见的5属15种植物的花粉，照相并用于描述的材料如下：山蒟 *Piper hancei*，樟叶胡椒 *Piper polysyphorum*，豆瓣绿 *Peperomia tetraphylla*，斑叶垂椒草 *Peperomia serpens* 和齐头绒 *Zippelia begoniaefolia* 均采自云南西双版纳勐腊县。还有 *Macropiper excelsum*（产于太平洋岛屿），*Pothomorphe peltatum*（或 *Lepianthes peltata* 或 *Heckeria peltata*，产于法属圭亚那）。

1.2 方法

固定的花序的材料，在经过梯度脱水，90%酒精中硬化后，剥取雄蕊（因为太小），放入纯酒精中，再用乙酸异戊酯的梯度溶液替换掉酒精，然后在Hitachi HCP-2型临界点干燥仪里进行干燥。

把干燥的材料的花药撕裂，将花粉撒在有导电胶带的样品台上，在Eiko IB-5型离子镀膜仪里镀金Au或Pt膜，然后在Hitachi S-800型扫描电子显微镜（SEM）上观察并照相。

2 观察结果

山蒟 *Piper hancei* 的花粉粒具远极单槽萌发孔，槽的长度短于花粉粒的长赤道轴，比较明显，沟膜上有很清晰的小颗粒（图版Ⅰ：1）。非萌发孔区域有皱波状纹饰（图版Ⅰ：2）。樟叶胡椒 *Piper polysyphorum* 的花粉粒为近球形（图版Ⅰ：3），表面也有较发达的瘤状纹饰，纹饰的表面是光滑的（图版Ⅰ：4）。

盾叶胡椒 *Pothomorphe peltatum* 的花粉粒为长球形，萌发孔膜上也有小的颗粒，但非萌发孔区域的表面较前两种植物的花粉粒要略微光滑一些，纹饰不很明显（图版Ⅰ：7）。

齐头绒 *Zippelia begoniaefolia* 的花粉近球形，具远极单槽的萌发孔，萌发孔膜表面有较小的颗粒（图版Ⅰ：5），非萌发孔区域的表面有瘤状纹饰，瘤在高放大倍数下，显示有小的颗粒（图版Ⅰ：6）。

Macropiper excelsum 的花粉粒为球形，具远极单槽萌发孔，萌发孔膜表面亦有小的颗粒。非萌发孔区域有较大的，连续的瘤状纹饰。纹饰的表面均匀地分布着小棘刺（或者为小疣）（图版Ⅰ：8）。

豆瓣绿 *Peperomia tetraphylla* 和斑叶垂椒草 *P. serpens* 的花粉粒则更为特化，花粉粒是球形和近球形，不仅无萌发孔，而且表面具规则的瘤状纹饰（图版Ⅰ：9），上面除了明显的1到多个小疣外，还有更细小的龟裂状的纹饰；有颗粒和屑片相连而覆盖着瘤突之间的深沟（图版Ⅰ：10）。斑叶垂椒草的花粉粒与豆瓣绿的花粉粒的不同主要在于大的瘤块之间深沟上覆盖的屑片稍大一些（图版Ⅰ：11，12）。

3 讨 论

从整体上看，胡椒科的花粉具远极单槽，偶尔有具远极三歧槽，两侧对称；具覆盖层；

表面光滑或粗糙，具疣或具刺；为单体花粉，小到很小（Selling，1947；Ikuse，1956；Erdrman，1952，1966；Huang，1966；Straka，1966；Agababian，1969；Heusser，1971；Walker，1976a，b；席以珍，1981）。

虽然与胡椒科庞大的种数相比，现有的孢粉学的资料显得太零散了些，但已有的资料表明，至少在胡椒属 *Piper* L.，*Pothomorphe* Miq.，草胡椒属 *Peperomia* Ruiz et Pavon，齐头绒属 *Zippelia* Blume，*Macropiper* Miq. 这 5 属中，花粉形态各有特点，有分类学价值。但因涉及的属种相对较少，其普遍性和代表性的大小还难以肯定，因为种太多了，取材受限制。

齐头绒属花粉粒表面没有明显的突起纹饰，但有小的穿孔（或小穴），或可认为其表面纹饰属于具小穴的。只有在高放大倍数下才略显粗糙。这些与相近的三白草科 Saururaceae 极为相似（雷立公等，1991）。

齐头绒属为间断分布于中国西南、华南和印度尼西亚的爪哇的单种属，其属的地位长期以来并不为多数学者所确认，甚至于 Qusiumbing（1930）把它并入胡椒属（广义），即当作 *Piper begoniaefolium*（Blume）Quis.，处理（Bornstein，1989）。但其独特的具个锚状刺的子房及果实，科内最高的染色体基数 x = 19（Okada，1986），花的个体发育（主要指雄蕊发生顺序）（Liang and Tucker，1995）和胚囊发育类型，等等，均不同于胡椒属，故应是一个独立的属。它曾被做为三白草科的一个新属 *Circaeocarpus* C. Y. Wu（中文名仍为齐头绒属）发表（吴征镒和王文采，1957）。但其木质部具单穿孔的导管分子，茎中具髓维管束，及合生心皮的子房具一基生胚珠等特征表明它确实是胡椒科的成员。不仅如此，更主要的是它还代表着胡椒科里的一个独立的演化路线。从另一个角度来看，它又是联系三白草和胡椒科的桥梁（Liang and Tucker，1995）。

胡椒属的花粉粒表面出现很明显的连续的瘤状纹饰，而纹饰之上则较为光滑，这种现象在三白草科的裸蒴属亦存在（雷立公等，1991c；梁汉兴，1992），也表明它与三白草科及同科的齐头绒属有密切关系。胡椒属是一个很大的属，含有大约 2000 种，而且界限仍不确定，对其所做的各种研究只限于少数几个种，各方面的证据都缺乏广泛性及代表性。这是一个泛热带分布的属，花从两性到单性，雄蕊数目从 6 枚（有时可达 8 ~ 10 枚）到只有 2 枚；花序大多为穗状花序，但也有总状花序，如在 *Arctottonia* 亚属及 *Ottonia* 亚属；花序多为与叶对生；*Ottonia* 亚属的具羽状脉，而 *Arctottonia* 亚属的具掌状脉。花器官发生（主要指雄蕊的发生）至少有 3 种不同类型（Tucker，1982 a，b；Tucker *et al*. 1993；Liang and Tucker，1995），可见，目前意义下的胡椒属不是单系类群。Bornstein（1989）报道 *Arctottonia* 亚属的花粉粒的外壁纹饰属于具瘤的或具疣的，萌发孔的槽膜具萌芽或颗粒状，而花粉粒的形状为球形亚球形，这与已知胡椒属的花粉形态是一致的。

Lepianthes（或 *Pothomorphe* 或 *Heckeria*）的花粉粒为长球形，表面纹饰不如胡椒属的明显。此为热带分布的属，计有 10 种，往往被合并为 2 种，共同特点是具有盾形的叶和穗状花序成伞状生于腋生的短柄上，花单性异株或同株（Howard，1973；程用谦，1982）。Howard（1973）和 Wilbur（1987）把 *Lepianthes* 作为合法属名，Smith（1975）建议把 *Pothomorphe* 作为保留名。Tebbs（1975）则把 *Lepianthes* 降为胡椒属的一个组。然而，珠孔由两层被构成，胚乳发育属于细胞型（Johnson，1902；Maheshwari and Gamgulee，1972）等胚胎学特

征及花粉形态特征亦不同于胡椒属。

Macropiper 的花粉粒表面除了胡椒属中出现的那些特征外，更特别的是在瘤突之上有均匀分布的小棘刺（或小疣），这与 Smith（1975）的观察结果是一致的。该属为严格的南太平洋分布（Smith，1975；Tebbs，1993b），其花是单性的，花序常为腋生，雄花中的 3 个雄蕊原基是同时发生的（Tucker *et al*，1993），显示出与胡椒属明显的不同。

胡椒属，*Lepianthes* 和 *Macropiper* 的染色使基数为 x = 13，表明它们关系密切，代表一条演化路线。其他各属如 *Sarcorhachis* Trelease 等的研究几乎都是空白，但从形态上来看，仍是从这一条线衍生出来的分支。

草胡椒属的花粉粒除了以灭萌发孔为特征外，表面纹饰则极为特化，表面有规则的瘤状纹饰，瘤的四周围有颗粒或屑片。这些均显示出草胡椒属极为特化的一面。该属含约 1000 种，花为两性花，仅 2 枚雄蕊，染色体基数 x = 11，独有的胚囊发育类型（草胡椒型），还有具二孢子囊的、单药室的花药及常是单心皮的雌蕊，单珠被的胚珠等特征（Fagerlind，193 6；Davis，1966；Niditicheva，1981），表明亦代表一条演化路线。

总之，花粉形态在胡椒科内的属的划分方面有一定的分类学意义。在孢粉学以及其他学科领域对胡椒科植物做更广泛的工作，将有助于其分类问题的解决。

参 考 文 献

吴征镒，王文采，1957. 云南热带亚热带地区植物区系研究的初步报告. 植物分类学报，**6**（2）：183 ~ 254

席以珍，1981. 胡椒目花粉形态及其系统位置的探讨. 植物学报，**22**（4）：323 ~ 329

梁汉兴，1992. 三白草科花粉形态的研究. 云南植物研究，**14**（4）：401 ~ 404

程用谦，1982.《中国植物志》20 卷第 1 分册，胡椒科. 北京：科学出版社

雷立公等，1991. 裸蒴属及其近缘属的花粉形态. 西北植物学报，**11**（6）：41 ~ 46

Agababian V Sh, 1969, Pollen morphology of some primitive angiosperms. V (In Russian, with Armenian summary). *Biol Zh Armenii*, **22** (7): 54 ~ 66

Bornstein A J, 1989. Taxonomic studies in Piperaceae. 1. The pedicellate pipers of Mexico and Central America (*Piper* subgen. *Arctottonia*). *J Arnold Arbor*, **70** (1): 1 ~ 55

Burger W C, 1972. Evolutionary trends in the Central American species of *Piper* (Piperaceae). *Brittonia*, **24**: 356 ~ 362

Davis G L, 1966, Systematic Embryology of the Angiosperms. John Wiley, New York, 528

Erdtman G, 1952. Pollen Morphology and Plant Taxonomy, Angiosperms. Alm – quist and Wiksell, Stockholm, 539

Erdtman G, 1966. An Introduction to Palynology. Vol. I: Pollen Morphology and Plant Taxonomy: Angiosperms. New York: Hafner Pub. Co.

Fagerlind F, 1939, Die Entwicklung des Embryosack bei Peperomia pellucida. *Arkiv Fur Bot*, **29A**: 1 ~ 15

Heusser C J, 1971. Pollen and Spores of Chile. Univ. Tueson: Arizona Press

Howard R A, 1973. Notes on the Piperaceae of the Lesser Antilles. *J Arnold Arbor*, **54**: 377 ~ 411

Huang T C, 1966. Pollen grains of Formosa plants (1). *Taiwania*, **12**: 1 ~ 8

Ikuse M, 1956. Pollen Grains of Japan. Tokyo: Hirokawa Publ. Co.

Johnson D S, 1902. On the development of certain Piperaceae (*Piper adunca*, *P. medium*, *Heckeria umbellata*). *Bot Gaz*, **34**: 321 ~ 340

Liang H X, Tucker S C, 1995. Floral ontogeny of *Zippelia begoniaefolia* and its familial affinity: Saururaceae or Piperaceae? *Amer J Bot*, **82** (5): 681 ~ 687

Maheshwari P, Gamgulee H, 1942. The development of the embryosac in *Heckeria umbellata*. *J Indian Bot Soc*, **21**: 245 ~ 248

Nikiticheva Z L, 1981. Embryological features of some Piperales. *Act Soc Bot Poloniae*, **50**: 329 ~ 332

Okada H, 1986. Karyomorphology and relationship in some genera of Saururaceaeand Piperaceae. *Bot Mag Tokyo*, **99** (1055): 289 ~ 300

Selling O H, 1947. Studies in Hawaiian pollen statistics. Part II. The pollens of the Hawiian phanerogams. *Bishop Mus Spec Publ*, **38**: 1 ~ 430

Smith A C, 1975. The genus *Macropiper* (Piperaceae). *Bot J Linn Soc*, **71**: 1 ~ 38. Pls. 1 ~ ll.

Straka H, 1966. Palynologia Madagassica et Mascarenica. *Pollen Spores*, **8**: 241 ~ 264

Tebbs M C, 1993a. Revision of Piper (Piperaceae) in the New World. 3. The taxonomy of *Piper* section *Lepianthes* and *Radula*. *Bull Br Mus Nact Hist*, **23** (1): 1 ~ 50

Tebbs M. C, 1993b. Piperaceae. In: Kubitski K, ed, The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. II. Flowering plants. Dicotyledons: Magnoliidae, Ranunculidae, Caryphyllidae, and Hamameliidae. Springer – Verlag.

Tucker S C, 1982a. Inflorescence and floral development on the Piperaceae. Ⅱ. Inflorescence development of *Piper*. *Amer J Bot*, **69**: 1389 ~ 1401

Tucker S C, 1982b. Inflorescence and floral development in the Piperaceae. III. Floral development of *Piper*. *Amer J Bot*, **69**: 1389 ~ 1401

Tucker S C, *et al*, 1993. Utility of ontogenetic and Conventional characters in determining phylogenetic relationships of Saururaceae and Piperaceae (Piperales). *Syst Bot*, **18** (4): 614 ~ 641

Walker J W, 1976a. Comparative pollen morphology and phylogeny of the Ranalean Complex. In: Beck, C. B., ed. Origin and Early Evolution of Angisperms. New York: Columbia Univ. Press, 241 ~ 249

Walker J W, 1976b. Evolutionary significance of the exine in the pollen of primitive angiosperms. 251 ~ 292. In: Ferguson I K, Muller J. ed. The Evolutionary Significance of the Exine. London: Academic Press

Wettstein R, 1935. Handbuch der sysytematischen Botanik 4th ed. Leipzig and Vienna.

Wilbur R L, 1987. The lactotype of *Lepianthes* Raf. (Piperaceae). *Taxon*, **36** (1): 113 ~ 115

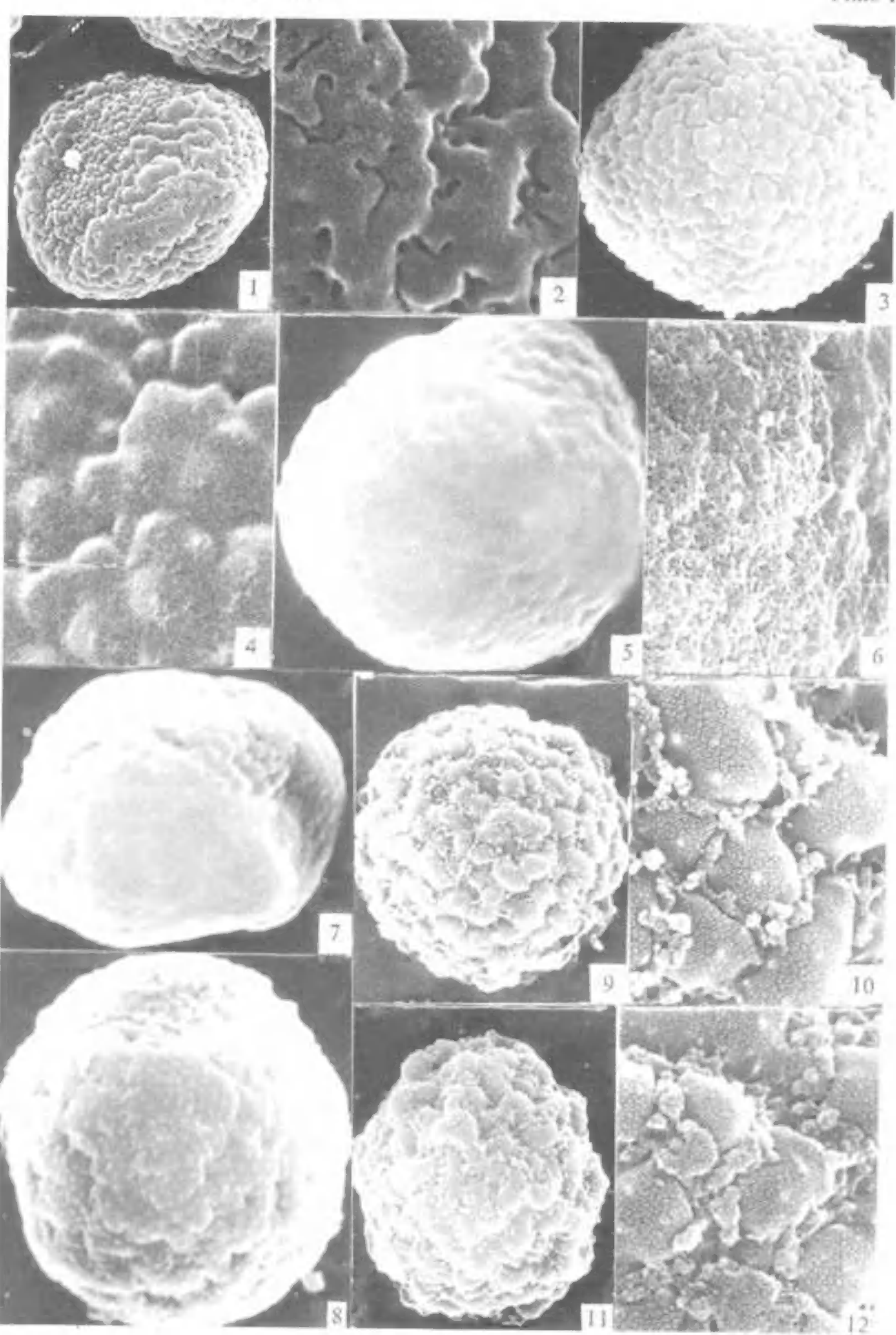
Yuncker T G, 1958. The Piperaceae – – a family profile. *Brittonia* **10**: 1 ~ 7

图版说明

图 1 ~ 12. 胡椒科的花粉形态。1, 2. 山 (1. ×10 000; 2. ×30 000); 3, 4. 樟叶胡椒 (3. ×10 000; 4. ×30 000); 5, 6. 齐头绒 (5. ×10 000; 6. ×30 000); 7. 盾叶胡椒 (×10 000); 8. Macropiper excelsum (×10 000); 9, 10. 豆瓣绿 (9. ×10 000; 10. ×30 000); 11, 12. 垂椒草 (11. ×10 000; 12. ×30 000)。

Explanation of Plate

1 ~ 12. Pollen Morphology of Piperaceae; 1, 2. *Piper hancei* (1. ×10 000; 2. ×30 000); 3, 4. *Piper polysyphorum* (3. ×10 000; 4. ×30 000); 5, 6. *Zippelia begoniaefolia* (5. ×10 000; 6. ×30 000); 7. *Pothomorphe peltatum* (×10 000); 8. *Macropiper excelsm* (×10 000); 9, 10. *Peperomia tetraphylla* (9. ×10 000; 10. ×30 000); 11, 12. *Peperomia serpens* (11. ×10 000; 12. ×30 000).



See explanation at the end of text